

前川文夫*: アツモリソウ属の分化について

Fumio MAEKAWA*: On the differentiation of the genus
Cypripedium sensu lato.

Cypripedium という属はアツモリソウの類はもちろんだが、園芸方面でよくシブと略称している東南アジアの熱帯性の仲間も、熱帯アメリカに産する類似種をも広義には包含している。こういう広義の扱いが受け入れられていた理由としては次の2点が考えられる。すなわち、ラン科は2万種を優に超える大きな科であるが、その中で *Cypripedium* の属する亜科は内輪おしべが2個だけ機能的にはたらくのに対して、他の亜科はすべて外輪おしべが1個だけ残存した群で全く区別されること、及びこの二雄蕊群の中に含まれる種数は50あまりで、余りにも少数であることである。この2点で他とはまぎれる恐れがないために、永らく1属として受け入れられていたと思われる。

近時これを *Cypripedium* (周北温帯), *Paphiopedilum* (熱帯アジア), *Phragmopedium* (熱帯中米及南米), *Selenipedium* (熱帯南米) の4属に分かつ傾向が強くなりつつある。第4のものは日本には生品が入っておらず、標本もないと思われるほどに我々に縁遠いが、主として区別には使用される形質を吟味してみると、表1に示すような差異を見出すことができる。これはどこまでも形態学的な見解から来ているが、それを別の進化史的見地から検討してみると、結果としては一致しているが、論議の評価は逆になっている面さえあり、またしばしば行われる二分分枝式の検索表では、真の系統関係を示すことは不可能であるため、ここには表示自身をすでにその結論の線に沿って示す。

表1 *Cypripedium* (広義) を整理した4属の区別

属名	(1) 夏緑性	(2) 葉だたみ	(3) がくの合せ目	(4) 花後の花被	(5) 子房数	(6) 種子
<i>Selenipedium</i>	常緑	扇だたみ	扉状	脱落しない	3	ほぼ球形
<i>Cypripedium</i>	夏緑	扇だたみ	扉状	脱落しない	1	つむ形
<i>Paphiopedilum</i>	常緑	二つ折り	重ね状	脱落する	1	つむ形
<i>Phragmopedium</i>	常緑	二つ折り	扉状	脱落する	3	つむ形

次にこれらの4つの形質について進化史的に新旧を考察してみたい。まず(1)の夏緑性についてみると、本来熱帯圏の亜熱帯的の山地に発生をしたのが被子植物の起源であるとの見解に従えば、常緑である性質がより古く、温帯へ展開して冬季には地上部が枯死するものは、それよりも後の発達と考えられる。より古いものを(−)で、またより新しいものを(+)で表わすとすれば、常緑は(−)で、夏緑は(+)であり、*Cypripedium* のみが北半球の温帯でより進んだことを示す。

* 東京大学理学部植物学教室。Department of Botany, Faculty of Science, University of Tokyo, Hongo, Tokyo.

(2)の葉だたみについては少しむづかしい。たとえばクマガイソウのように截頭で、しかも顕著な鬚をたんだ態のたてひだ状を呈するものは進んだものである。しかし、たてひだは別として、葉面がひろく、ゆるやかに茎又は花茎をとりまく点を重点的に拾えば、扇だたみとした形態の基本がより古い存在で、*Paphiopedilum* のようにせまい一様の幅の広線形の葉が、二つ折れになって伸びてくる形態がより新しい様式であるといえる。この点イネ科でササ類に普通の片側巻きよりも、スズメノカタビラ属のようにせまくて二つ折りこそ系統的に若い群とするのと一致する。ここで明らかなように、アツモリソウ属では夏緑の点で新しいが扇だたみの点で古いという風に、新旧の形質が一個体、ひいて一種の中に共存することを重視すべきである。一方 *Paphiopedilum* も葉は常緑で古いが葉形は二つ折りで新らしいという様に、形質の新旧は逆にこそそれなれ同じように新旧が入りまじっているのである。

(3)はつばみに於けるがく片の相互関係である。扇状とは3片ともに各片の縁で相互に完全に前後せずに接しているものであり、これは本質的には輪生の葉序である。重ね状とは上がく片が1個大きく他の2片の外側に位置するものであって、本質的には互生の葉序である。双子葉類にあっては葉序としては輪生が古く、互生がそれから導かれた新型であると私は考えまたしばしば述べて来たのであるが、単子葉類にあっては、一個の葉の由来は双子葉類のそれとは異なると理解されるので、むしろ二次的な輪生としての扇型こそ後進性のもので、互生としての重ね型は古い型式の残存とみられる。

(4)の花被の花後脱落は問題がなく、関節を生じて花被がきれいに落ち去るものは進んでおり、その古い原型こそ無関節でいつまでも脱落しない形式のものである。

(5)の子房数についても一般の受けとめ方に私は賛成し難い。普通は3室の子房が古い型式であって、胎座は3枚の心皮の中脈の左右につき、しかも子房の中心に3者が接在しているのが先在の型式で、これから接在部がはなれて次第に心皮の中脈の左右にある形になった。従って子房の中心には隔壁がなくなり、3室から1室に進んだとみている。私は逆であって、1室から3室を生じたとみたい。それはラン科中にたった2属だけに

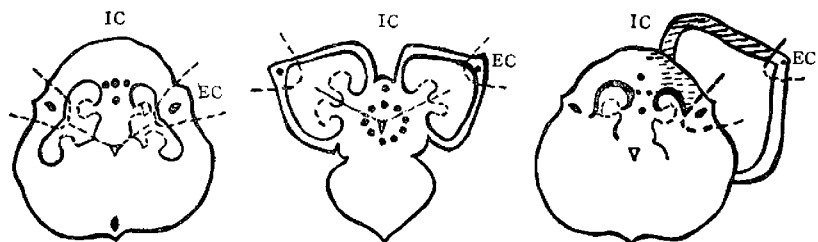


Fig. 1. The sections of the ovary in *Phragmopedium* (left) and *Selenipedium* (middle). The right one shows the carpel relation in these two genera. IC, Internal series of carpels. EC, External series of carpels. The figures are based on Garay's figures and modified in the terms of the present author. (original)

見られる3室子房の構成が、甚だ異なる二方向に向ってできた二面性の進化のあとを示すと考えられ、そう解釈する方がこの相互に近い古い型式中に2型式あったと理解するよりも、より自然と思われるからである。幸、Garayの論文によい子房の断面図があるので、それを借用して説明しよう。(おことわりするがG氏は解釈は従来の方式を採っているのであって、ここにはその図だけを使う)。(第1図)

三角形の子房断面は *Phragmopedium* であり、倒三角形のそれは *Selenipedium* である。G氏はこれをいずれも同じく倒三角形に置いて比較しているが、花式図を正常の位置においた場合の子房の断面の方向が採用されるべきである。そうすると、内輪の心皮の一つが上に、外輪の心皮の一つが下に来て位置が決まるべきであろう。この際、内輪と外輪との断面において占める心皮の幅は、若い子房の組織では決定できないが、下位子房が裂開する時の裂開口は、本来の内外両心皮間の接合点の再分離であると受けとるのが最も自然であるから、胎座のない外輪心皮はせまく、胎座を中脈附近に持つ内輪心皮は幅ひろいとするのが妥当であろう。それに従えば *Phragmopedium* では三角形の突端部に内輪心皮が来て、頭部の円い、またはきのこ状のT字となり、そのたて軸の両側に胎座がつき、たて軸の末端での他2枚の内輪心皮のたて軸の末端とたがいに連絡する。そしてこれが子房の内部を3室に切るのである。一方外輪心皮は三角形の面の中央に位置を占めるから、子房の室そのものの断面は扁平となる。

しかるに *Selenipedium* にあっては内輪心皮のある側が三角形の平面に当り、しかも中心が深く凹むために、内輪心皮の断面は両翼をひろげた恰好になる。そして胎座もひろく左右にひろがり、心皮の中央の広い面積のところで、他の2枚の内

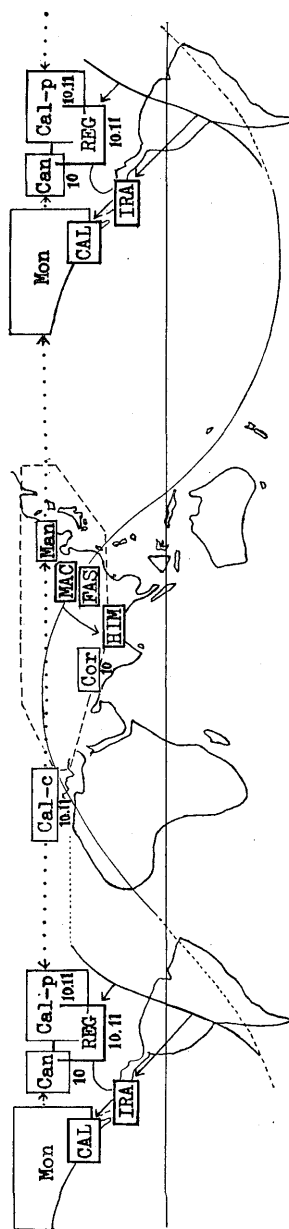


Fig. 2. Distribution of *Cyripedium calceolus* group (in normal letters) and *C. macranthum* group (in fulcapital letters). Further explanation in the text. (original)

側心皮の同じ面と接着している。外輪心皮は三角形の突端部に位置し、従って子房の室は卵心形となる。これら 2 属における内側心皮の形態は明らかに子房の断面構造に決定的な要素をなすが、3 室子房の成立における二面的な夫々異なる方向を示すもので、子房の進化の二面性と考えられ、こういう二面的な差がラン科の原始型にあったとするよりも、むしろ後進型において生じたとする方が妥当であろう。これは内輪心皮と外輪心皮とが互いに並んで接着することで生じた 1 室 6 心皮の普通の子房から、特に内輪心皮の中脈以外の部分が相対生長の面で顕著な差異を示したものであって、*Phragmopedilum* では内輪心皮中脈部の内方への隆起に依って 3 室子房を結果し、*Selenipedium* では内輪心皮中脈部は内方へそれ自身がせり出すことで接着を完了し、逆に中脈以外の両翼部が強く外方へ膨れて拡大されたために生じた 3 室は、外側心皮を頂点として強く卵円形の断面を呈するに到ったと考えられる。第 1 図の一部にその関係を図示した。

(6) の種子の形では記載通りとすれば、厚味のあるやや球形の方が古型で、つむ形のせまいものが新型であろう。

以上を整頓してみると第 2 表がえられる。

第 2 表 広義の *Cypripedium* の形質を進化上の新 (+) 旧 (-) で示したもの、排列は第 1 表による

属 名	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(-) : (+)
<i>Selenipedium</i>	—	—	+	—	+	—	4 : 2
<i>Cypripedium</i>	+	—	+	—	—	+	3 : 3
<i>Paphiopedilum</i>	—	+	—	+	—	+	3 : 3
<i>Phragmopedilum</i>	—	+	+	+	+	+	1 : 5

Selenipedium, *Cypripedium*, *Paphiopedilum*, の 3 属はほぼ同じ進化段階に在るが *Phragmopedilum* は相当進んだものということになる。そして *Selenipedium* が熱帯アメリカに *Phragmopedilum* と一部重なって分布するけれども、むしろこの属こそ *Cypripedium* 系の諸属中最も原始性を残すものである可能性が高い。

Cypripedium (狭義) (アツモリソウ属) は古赤道分布の立場からすれば一見分布型の若い周北型に見える。*Cypripedium* のタイプを *Cyp. calceolus* にとる限りこの見方は正しい (第 2 図)。この図の中で *C. calceolus* の系列は、古赤道の最も北寄りのところ、即ち欧亜大陸の中央部の現在としては最も寒地になってしまった地域から再出発をして、現赤道に沿う温帯から亜寒帯をまっしぐらにひろがったとみられる分化と分布を示す。即ち西方へは *C. calceolus* v. *pubescens* (図中の Cal-p. 以下準ず) として北米東部にわたり、東方へは孤立した *C. manchuricum* (Man) (この孤立は別系の *C. macranthum* の侵入で生じたものであろう) を経て、北米の *C. montanum* (Mon) さらに *C. candidum* (Can) となって東へすすんでおり、西廻りの *C. calceolus* v. *pubescens* と境を接している。一方ヒマラヤへは *C. cordigerum* (Cor) を派生しているが、この系

列は一般的に花被に緑色がよく残るが、最初の出発点になった *C. calceolus* では黄と紫との対立が著しく生じている。

ところで、*C. macranthum complex* (MAC) (アツモリソウ系)は、欧亜大陸では図中の破線で囲まれた地域に分布する。東はカムチャッカに、西はウクライナに達し、その限りでは *C. calceolus* 系と差がない。ヒマラヤには *C. himalaicum* (HIM) を分化するが、日本ではアツモリソウ、ホテアツモリソウ、レブンアツモリソウと区別はかなり困難な小群を生じており、台湾の高山帯の *C. taiwanianum* も、ヒマラヤの背後地の *C. tibeticum* もまた明らかにこの仲間に包まれてしまう。満州などで紅花と緑白花が多く混生するというデータは、レブンアツモリの黄白花の存在に通じ、ホテアツモリの豊かな花形と、多少とも網目の目立つ花被の着色は *C. tibeticum* に通じている。大局からみれば、これらはやや極端な *C. himalaicum* を除いて、1種類の近い過去における急速な展開で生じた未完成の地方種程度の位置を占めるものであろう。そしてこの1種類は恐らく古赤道上にその起源を持ち、そこからひろがったと考えられる。

眼を太平洋の向うに転ずると、東部アメリカに *C. reginae* (REG), 西部アメリカに *C. californicum* (CAL), メキシコに *C. irrapeanum* (IRA) が見出される。茎は高く立ち、上部に多数の花をつける点では *C. macranthum Complex* の一花とひどく違ってみえるが、後者はこのような多数花の穂状花序的なものから導かれたものと、形態の進化としては十分に考えられる。アメリカ側の3種は明らかに古赤道上の近縁者からの進化の結果になるものであろう。新減少説の立場からすれば *C. reginae*, *C. calceolus*, *C. c. var. pubescens* などに染色体数の報告に $n=11$ と 10 とがあるのは観察の過失ではなくて、上記の各種中でやや古型の梯を残すものとみることができ、これもまた暗示に富む。即ち少なくとも 11 を持ち、今では減少して多くの種 (*C. cordigerum*, *C. candidum*, 別系列の *C. debile* (コアツモリソウ), *C. japonicum* (クマガイソウ), *C. acaule*) 等ですべて 10 になっていることの経過を語るものであろう。

今あげた *C. acaule* は北米東部産、花型から推してクマガイソウと近縁である。これも古赤道から由来したモクレン型の分布である (東大理紀要 III, 9 (5): 161-195 (1965) をみられたい)。

キバナアツモリ系などをも考察すると、なお検討の余地はあるが、台湾の山地の稀種となった *C. segawai* や、支那、四川省の *C. fasciolatum* (FAS) などが、最も原始的な形態と分布状態とを残しているものであろうと思われる。それらは更に溯ると、一番はじめに論じた *Paphiopedilum* の粗型や、ギアナの *Selenipedium* につづいて来ることになるであろう。

Resumé

The genus *Cypripedium* in sensu lato is discussed on the concepts of neo-

reduction and trans-palaeo-equatorial distribution. The four genera are acceptable (tabs. 1 and 2). Among them, *Selenipedium* has the largest number in primitive characters while *Phragmopedium* has the least number. These two together with *Paphiopedilum* have remained separately in the tropical area in the Palaeoequatorial zone and more or less advanced from their ancestor. *Cypripedium* in narrow sense has developed in temperate areas of the Palaeo-equatorial zone (the Magnolian type distribution of the author). *C. segawai* from Formosa, *C. fasciolatum* from Szechuwan and *C. irrapeanum* from Mexico are much promissible in maintaining primitive characters and ancestral distribution. *C. calceolus* and its allies have younger distributions which are parallel to the lately settled equator. And, the *C. macranthum* complex is the youngest group both morphologically and distributionally. About the chromosome number, $n=11$ is older and $n=10$ is advanced by the reduction.

○高等植物分布資料 (40) Materials for the distribution of vascular plants in Japan (40)

○ミサヤマチャヒキ *Helicotricon hideoi* Ohwi 信州三才山で 1921 年採集されて以来、その産地は東筑摩郡、岡谷市、千曲山脈、釜無山脈及び八ヶ岳など、判明している分布は信州に限られている。1955 年故羽田勲氏からオオカニツリの名で送られた一標本は、変だなと思ったがそのままに保存して来た。標本を整理したとき信州で私が採集したミサヤマチャヒキと比較して全く違いがない。1955 年 6 月 26 日伊豆国天城山の 1200m の高さの所で羽田勲氏が採集したものである。

○クジュウクリテンツキ *Fimbristylis cymosa* f. *depauperata* T. Koyama 早くから千葉県九十九里浜に産して、シオカゼテンツキとして報ぜられ、近年その一形の一年草であることから forma として区別されたものである。静岡県池新田高等学校教諭杉野孝雄氏は 1964 年 9 月遠江浜岡町の海岸で採集された。

○ホザキツキシソウ *Triosteum pinnatifidum* Maxim. 本種は甲斐国の秩父山系の一部に報告されたものである。ツキシソウ属でも葉は貫通葉でなくて 3 裂している。1965 年 6 月静岡県立静岡高等学校教諭の中村浩三氏は、甲斐国御形山で本種の花のあるものを採集された。この産地は秩父山系とは全く別の山系で南アルプスの鳳凰山脈に属する所である。同じ甲斐でも別の山系に分布していたことは第二産地として報告に値する。
(静岡市八幡本町、杉本順一)